

## МОРФОЛОГО-АНАТОМИЧЕСКОЕ СТРОЕНИЕ ЛИСТА ДИКОРАСТУЩИХ ВИДОВ РОДА *BERBERIS* ИЗ ТАДЖИКИСТАНА

Проанализированы морфолого-анатомические признаки листьев 8 видов барбариса, произрастающих в Таджикистане. Для всех видов установлены единый тип строения листовой пластинки и ксеромезоморфная структура. Межвидовые отличия имеют преимущественно количественный характер и связаны с экологической приуроченностью видов.

**Ключевые слова:** строение листа; *Berberis*; Таджикистан.

Зависимость морфолого-анатомического строения вегетативных органов растений от среды обитания широко известна и описана во многих работах [1, 2]. Особенно четкие корреляции с экологическими факторами характерны для анатомических признаков листа [3, 4]. Структура листа отражает результат адаптации растения к воздействию различных факторов внешней среды, поэтому сведения о строении листа позволяют дополнить экологическую характеристику вида и уточняют представление об амплитуде его пластичности.

При значительном количестве литературных данных по анатомическому строению листа древесных растений семейства Berberidaceae приводятся лишь в статье Г.Г. Оганезовой [5] и наших работах, посвященных вечнозеленым барбарисам, интродуцированным в Душанбинском ботаническом саду [6, 7]. Анатомия листа дикорастущих видов рода *Berberis* L. Таджикистана до сих пор не исследована. Исключение составляют лишь краткие сведения по *B. integerrima* Bunge [5].

### Материал и методика

Объект исследования – листопадные виды барбариса, произрастающие в естественных растительных сообществах Таджикистана: *B. integerrima* Bunge, *B. iliensis* M. Pop., *B. heteropoda* Schrenk, *B. heterobotrys* E. Wolf, *B. kaschagarica* Rupr., *B. multispinosa* Zapr., *B. nummularia* Bunge, *B. stolonifera* Koechne et Wolf. Все они относятся к секции *Integerrimae* подрода *Septentrionales* Schneider.

Анатомические исследования выполнены по общепринятой методике [8, 9]. Свежесобранный материал фиксировался в 70%-ном этиловом спирте. Гербарный материал предварительно размачивался в смеси из спирта, глицерина и воды, взятых в равных соотношениях. Парадермальные и поперечные срезы делали от руки с помощью опасной бритвы. Для приготовления срезов брали фрагменты, вырезанные из средней части листовой пластинки параллельно средней жилке. При описании структуры листа использовалась общепринятая терминология [10, 11].

### Результаты и обсуждение

Листья барбариса обычно описываются как простые, но т.к. у основания листа имеется сочленение, то правильнее считать их сложными листьями, редуцированными до одного конечного листочка [12]. На удлиненных побегах барбариса листья обычно превращены в 3–5-раздельные или простые колючки, в пазухах которых в тот же год развиваются укороченные побеги с зелеными фотосинтезирующими листьями.

По форме и величине листовой пластинки исследованные барбарисы весьма разнообразны. Наибольшая длина листа у *B. heterobotrys* и *B. stolonifera* – 3,0–6,5 см, наименьшая у *B. kaschagarica* – 0,8–1,5 см; наибольшая ширина листа у *B. multispinosa* и *B. heterobotrys* – 1,5–3,0 см, наименьшая – у *B. kaschagarica* – 0,3–0,5 см и *B. iliensis* – 1,2–1,8 см.

Самые тонкие листья – 0,13–0,15 см – у барбарисов, представленных во флороцено типах белолесья (*B. nummularia*) и чернолесья (*B. heterobotrys*). Самые толстые листья – 0,24–0,26 см – у *B. multispinosa* и *B. integerrima*, произрастающих в арчовниках.

У *B. integerrima* листья 3,5–5,5 см длины, 1,5–2,0 см ширины, 0,24–0,26 см толщины, голые, жесткие, с резко выделяющимися жилками, широкообратнояйцевидные, наверху закругленные, иногда с острием, в основании узкоклиновидные, резко избегающие в черешок; на генеративных укороченных побегах цельнокрайные, иногда зубчатые, на вегетативных укороченных побегах – обычно острозубчатые, реже цельнокрайные.

В отличие от *B. integerrima*, листья у *B. multispinosa* одинаковые и на генеративных, и на вегетативных укороченных побегах, всегда остропильчатые, с резко выраженным жилкованием, узкояйцевидные или широколанцетовидные, с обеих сторон сизоватые, очень жесткие. У *B. nummularia* листья бумагообразные, округлые или широкообратнояйцевидные, цельнокрайные; на вегетативных укороченных побегах редкозубчатые, более вытянутые.

Сравнение анатомического строения листьев изученных барбарисов показало их большое сходство. Для всех видов характерны дорзовентральность, многослойность мезофилла, актиноцитный тип устьиц, прямолинейно-извилистый контур клеточных стенок верхней эпидермы (рис. 1, 2). Однако существуют и некоторые различия между видами, в основном количественного характера.

Наиболее значительные межвидовые отличия выявлены в размерах клеток эпидермы (табл. 1). У большинства исследованных видов клетки нижней эпидермы почти не отличаются от клеток верхней эпидермы по форме и размерам. Исключение составляют *B. stolonifera* и *B. heteropoda*, у которых высота клеток верхней эпидермы несколько больше высоты клеток нижней эпидермы, а также *B. nummularia*, у которого клетки нижней эпидермы по ширине слегка превосходят клетки верхней эпидермы. У всех видов эпидермальные клетки вытянуты в тангентальном направлении: их ширина значительно превосходит высоту. Однако у *B. heterobotrys* и *B. kaschagarica* клетки нижней эпидермы почти изодиаметрические, в отличие от клеток верхней эпидермы. Околоустьичные клетки по форме не отличаются от остальных клеток эпидермы.

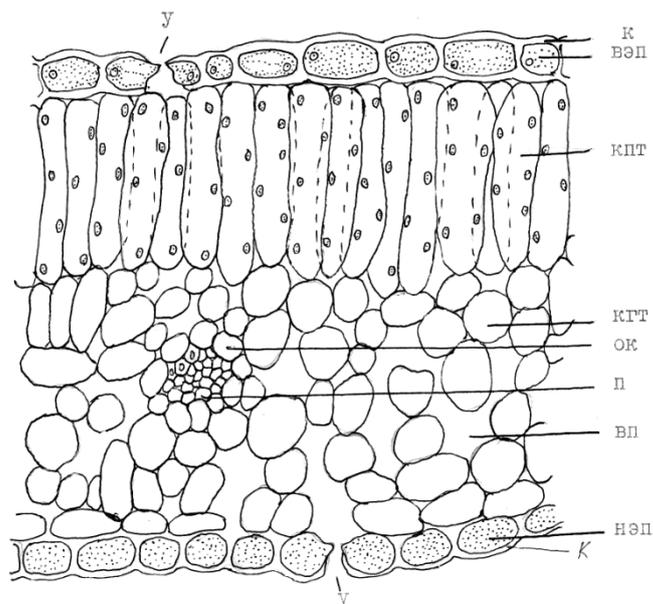


Рис. 1. Поперечный срез листа *Berberis integerrima*: к – кутикула; вэп – верхняя эпидерма; кпт – клетка палисадной ткани; кгт – клетка губчатой ткани; ок – клетки обкладки; п – проводящий пучок; вп – воздухоносные полости; нэп – нижняя эпидерма; у – устьица

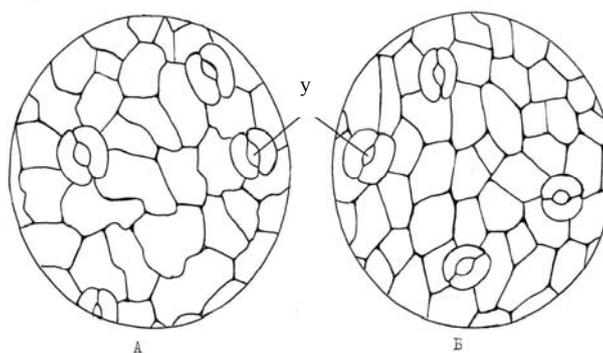


Рис. 2. Продольный срез через верхнюю (А) и нижнюю (Б) эпидерму листа *Berberis integerrima*; у – устьица

Листья у всех исследованных видов, за исключением *B. nummularia*, амфистоматические. Число устьиц на единицу площади на нижней стороне листовой пластинки значительно превышает этот показатель для верхней стороны листа. Особенно велика разница по числу устьиц между нижней и верхней эпидермой у *B. heterobotrys* и *B. stolonifera*. У *B. nummularia* лист гипостоматический, т.е. устьица на верхней стороне пластинки отсутствуют. Наиболее крупные устьица у *B. integerrima* и *B. iliensis*.

Мезофилл листа состоит из одного или двух слоев клеток палисадной паренхимы и многослойной рыхлой губчатой паренхимы, в клетках которой содержатся немногочисленные хлоропласты. Наиболее крупные вытянутые клетки палисадной паренхимы выявлены у *B. multispinosa*, *B. stolonifera* и *B. integerrima*, наименее вытянутые – у *B. iliensis* и *B. heteropoda* (табл. 2).

Губчатая паренхима состоит из 4–8 слоев рыхло расположенных изодиаметрических клеток. Многослойная губчатая паренхима значительной толщины характерна для *B. multispinosa*, *B. integerrima* и *B. iliensis*; наимень-

шее число клеточных слоев губчатой паренхимы выявлено у *B. stolonifera*. Максимальные значения общей толщины мезофилла, установленные у *B. integerrima* и *B. multispinosa*, обусловлены высокими показателями толщины как губчатой, так и палисадной паренхимы у этих видов. Небольшая толщина мезофилла у *B. heterobotrys* и *B. nummularia* связана с его мелкоклеточностью при средних показателях числа слоев.

Листопадные виды рода *Berberis*, произрастающие в Таджикистане, характеризуются в целом ксероморфным типом листа. Выявленные межвидовые различия в структуре имеют не только таксономически обусловленный характер, но зависят и от экологической приуроченности видов. Наиболее ксероморфные черты организации (максимальная толщина и многослойность листовой пластинки, вытянутая форма клеток палисадной паренхимы, сильная кутинизация эпидермиса) выявлены нами у *B. integerrima* и *B. multispinosa*, произрастающих в гемиксерофильных формациях арчовников, на высоте 1800–3500 м над уровнем моря.

Анатомические признаки покровной ткани листа видов рода *Berberis*

Вид	Верхняя эпидерма		Нижняя эпидерма		Устьица					
	Высота клеток, мкм	Ширина клеток, мкм	Высота клеток, мкм	Ширина клеток, мкм	На верхней стороне листа			На нижней стороне листа		
					Длинная ось, мкм	Короткая ось, мкм	Число на мм <sup>2</sup>	Длинная ось, мкм	Короткая ось, мкм	Число на мм <sup>2</sup>
<i>B. integerrima</i>	16,0 ± 0,73	27,4 ± 1,33	16,4 ± 0,73	28,8 ± 2,44	29,8 ± 1,58	25,0 ± 1,03	57–114	35,6 ± 0,37	22,2 ± 0,53	114–228
<i>B. heterobotrys</i>	12,8 ± 0,48	24,4 ± 1,46	14,0 ± 0,59	17,6 ± 2,28	29,3 ± 0,28	23,1 ± 0,69	14–28	30,5 ± 0,88	22,6 ± 0,45	171–342
<i>B. stolonifera</i>	17,6 ± 1,28	28,0 ± 3,41	14,8 ± 0,32	28,8 ± 2,44	28,4 ± 0,26	25,0 ± 1,13	15–57	30,4 ± 0,74	22,6 ± 1,32	171–342
<i>B. heteropoda</i>	18,4 ± 0,74	28,2 ± 0,60	14,3 ± 0,12	29,1 ± 0,50	30,8 ± 0,91	25,9 ± 0,54	71–85	28,4 ± 0,26	26,8 ± 0,48	142–228
<i>B. multispinosa</i>	17,0 ± 0,81	28,4 ± 2,43	16,2 ± 0,64	29,0 ± 0,66	28,4 ± 0,26	26,8 ± 0,48	42–57	30,8 ± 0,90	22,6 ± 0,40	114–228
<i>B. kaschgarica</i>	12,6 ± 0,82	23,4 ± 1,42	13,4 ± 0,80	16,2 ± 0,84	28,3 ± 0,24	27,8 ± 0,60	42–57	30,5 ± 0,85	22,7 ± 0,42	171–228
<i>B. nummularia</i>	14,2 ± 0,61	24,0 ± 1,72	15,2 ± 0,32	26,4 ± 1,22	–	–	–	27,6 ± 0,74	22,4 ± 0,01	114–171
<i>B. iliensis</i>	14,4 ± 0,63	23,8 ± 1,50	15,0 ± 0,28	22,3 ± 1,41	35,0 ± 0,26	28,6 ± 0,47	42–57	30,7 ± 0,81	25,0 ± 1,13	171–228

Таблица 2

Анатомические признаки мезофилла листа видов рода *Berberis*

Вид	Палисадная паренхима			Губчатая паренхима		Толщина мезофилла, мкм
	Число слоев	Высота клеток, мкм	Ширина клеток, мкм	Число слоев	Толщина, мкм	
<i>B. integerrima</i>	1 (2)	78,6 ± 1,46	18,0 ± 0,84	6–7	138,4 ± 3,4	217,0 ± 8,25
<i>B. heterobotrys</i>	1	38,2 ± 3,12	8,4 ± 2,11	5–6	63,8 ± 6,2	101,8 ± 5,36
<i>B. stolonifera</i>	1 (2)	80,8 ± 3,75	20,8 ± 1,95	3–4	118,6 ± 2,2	198,0 ± 8,16
<i>B. heteropoda</i>	1 (2)	35,5 ± 1,61	16,2 ± 0,65	5–6	145,3 ± 1,8	180,5 ± 4,01
<i>B. multispinosa</i>	1	82,4 ± 3,07	14,0 ± 0,01	7–8	127,4 ± 2,6	209,8 ± 8,56
<i>B. kaschgarica</i>	1	39,6 ± 5,32	14,5 ± 0,84	4–5	133,5 ± 5,2	172,0 ± 6,68
<i>B. nummularia</i>	1 (2)	36,6 ± 1,83	11,0 ± 0,89	5–6	78,8 ± 2,6	114,4 ± 4,51
<i>B. iliensis</i>	1	35,8 ± 1,53	16,4 ± 0,68	6–7	144,6 ± 2,8	179,6 ± 3,30

Виды барбариса, характерные для лежащих ниже гемиксерофильных формаций шибляка (*B. stolonifera*, *B. iliensis*, *B. heteropoda*), имеют в целом промежуточные значения указанных выше признаков и высокие показатели отдельных ксероморфных признаков. Преобладание ме-

зоморфных признаков характерно для листьев барбарисов, произрастающих на нижних высотных пределах распространения рода, в составе мезофильных мезотермных формаций чернолесья (*B. heterobotrys*) и мезофильных микротермных формаций белолесья (*B. nummularia*).

## ЛИТЕРАТУРА

1. Поплавская Г.И. Краткий курс экологии растений. Л.: Биомедгиз, 1937. 298 с.
2. Серебряков И.Г. Морфология вегетативных органов высших растений. М.: Советская наука, 1952. 390 с.
3. Горышина Т.К., Антонова И.С., Самойлов Ю.И. Практикум по экологии растений. СПб.: Изд-во СПб. ун-та, 1992. 140 с.
4. Дьяченко А.П. Сравнительный анализ структурных и функциональных особенностей фотосинтетического аппарата различных экологических групп высших растений // Мезоструктура и функциональная активность фотосинтетического аппарата. Свердловск, 1978. С. 93–102.
5. Оганезова Г.Г. Анатомическое строение листа у Berberidaceae s.l. в связи с систематикой семейства // Ботанический журнал. 1974. Т. 59, № 12. С. 1780–1794.
6. Давлатов С.Х., Аиуоров А.А. Сравнительное анатомо-морфологическое изучение листа некоторых интродуцированных вечнозеленых видов р. *Berberis* L. // Тез. докл. Междунар. конф. «Развитие горных регионов Центральной Азии в XXI веке». Хорог, 2001. С. 40–42.
7. Давлатов С.Х. Биологические особенности некоторых вечнозеленых видов рода *Berberis* L., интродуцированных в Душанбинском ботаническом саду: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Новосибирск, 2004. 16 с.
8. Прозина М.Н. Ботаническая микротехника. М.: Высш. шк., 1960. 206 с.
9. Барыкина Р.П., Веселова Т.Д., Деватов А.Г. и др. Основы микротехнических исследований в ботанике. М.: Изд-во МГУ, 2000. 127 с.
10. Лотова Л.И. Морфология и анатомия высших растений. М.: Эдиториал УРСС, 2001. 528 с.
11. Лотова Л.И., Нилова М.В., Рудько А.И. Словарь фитоанатомических терминов. М.: Изд-во ЛКИ, 2007. 112 с.
12. Тахтаджян А.Л., Косенко В.Н. Семейство Барбарисовые (Berberidaceae) // Жизнь растений. Т. V, ч. 1. М.: Просвещение, 1980. С. 205–209.

Статья представлена научной редакцией «Биология» 16 марта 2009 г.